ADANSONIA, ser. 2, 10 (3) 1970.

A PROPOS DE LA SPÉCIATION DANS LES FORÊTS TROPICALES HUMIDES LES GENRES MONO- OU PAUCISPÉCIFIQUES

par A. AUBRÉVILLE

RÉSUMÉ : On s'étonne de l'existence, à l'intérieur d'un mégabiotope stable comme celui de la forêt dense humide guinéo-congolaise, de genres mono-ou paucispécifiques voisinant avec des genres multispécifiques. VAN STEENIS suggère en Malaisie pour les premiers une origine évolutive par bonds, analogue à celle des phénomènes tératologiques.

Dans la forêt africaine, certains genres monospécifiques ne sont en réalité que des termes isolés de séries évolutives bien définies. D'autres ne sont que des cas d'isolement géographique d'espèces à la limite extrême des aires génériques extrafricaines. D'autres genres monospécifiques, très isolés morphologiquement et géographiquement pourraient n'être que les rares représentants en Afrique de genres éteints. Dans tous ces cas il s'agit de problèmes d'histoire géographique des flores plutôt que de problèmes d'évolution phylétique.

Dans d'autres cas on pourrait mettre en cause une très faible potentialité évolutive de genres anciens. Il est certain que de nombreux genres monospécifiques en Afrique y ont une très faible possibilité évolutive, alors que dans d'autres pays, au contraire, leurs espèces endémiques prolifèrent. Le problème génétique de ces genres endémiques à haute concentration spécifique est aussi intéressant et mystérieux que celui des genres monospécifiques. Il est douteux que les conditions écologiques soient déterminantes.

La distribution désordonnée des espèces et des genres dans la forêt tropicale humide donne matière à réflexion et hypothèses aux taxonomistes, écologistes et généticiens. Parmi les publications récentes je relève aujourd'hui deux études intéressantes de A. FEDOROV et de C.G.G.J. VAN STEENIS[1].

L'hétérogénéité de cette forêt résulte du très grand nombre des espèces qui s'y disputent l'espace, du mélange intime de leurs individus, puis aussi de la grande variabilité de la densité spécifique des genres. On constate une considérable disproportion entre genres comptant des dizaines d'espèces (parfois des centaines) et genres oligospécifiques. Que des genres dans le milieu stable, peu perturbé, conservateur, de la forêt dense humide, vraisemblablement favorable à la spéciation, aient donné naissance depuis le crétacé ou l'ère tertiaire, à de multiples formes spécifiques, cela n'étonne pas, mais que l'on rencontre près d'eux des genres

1. FEDOROV. — The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. J. Ecol. **54** : 1-11 (1966).
VAN STEENIS. — Plant speciation in Malesia with special reference to the Theory of non-adaptive, saltatory Evolution. Biol. J. Linn. Soc. **1** : 97-133 (1969).

monospécifiques, des espèces morphologiquement isolées, ce fait, très répandu, pose des problèmes phylétiques au botaniste curieux. Van Steenis leur acorde une grande importance dans son étude sur la spéciation. Toute explication d'évolution divergente adaptative est hors de question dans ce mégabiotope homogène, non plus que celles de style néo-darwinisme avec ses très graduelles petites mutations successives, précisément parce qu'il s'agit d'espèces rigoureusement isolées phylétiquement, au passé inconnu. Van Steenis est alors tenté par l'hypothèse d'une évolution hologénétique par bonds, à la lumière des phénomènes tératologiques.

Cela m'a incité à me pencher une nouvelle fois sur la flore guinéo-congolaise, où l'on est en présence de faits semblables à ceux signalés dans la flore malaise par les deux auteurs précités. Et d'abord sur la sous-famille des Césalpinioïdées qui dans cette flore humide africaine est aussi caractéristique que la famille des Diptérocarpacées l'est dans les forêts du sud-est asiatique, avec des différences cependant. Les Césalpinoïdées africaines sont en effet génériquement excessivement divisées, beaucoup plus que les Diptérocarpacées. Dans une récente révision pour la « Flore du Gabon »[1] qui est la plus riche dans ce groupe de tout le massif forestier guinéo-congolais, j'ai en effet compté 62 genres et 175 espèces. Le plus grand genre, *Gilbertiodendron*, n'est représenté que par 17 espèces. La plupart des genres sont donc pauci-spécifiques, et on compte une vingtaine de genres monospécifiques. Le cas posé est donc assez différent de celui étudié par Van Steenis en Malaisie, mais il mérite qu'on lui apporte aussi une certaine attention. Le degré d'isolement de tous ces genres monospécifiques est en effet très variable et doit être interprété différemment selon que des liaisons phylétiques évidentes apparaissent avec des genres voisins ou qu'au contraire il s'agisse d'un isolement total vrai.

Dans la forêt africaine humide l'isolement de la plupart de nos espèces de Césalpinioïdées est très relatif. J'ai montré, dans la note citée en référence, que beaucoup de Césalpinioïdées camerouno-gabonaises pouvaient être groupées en quelques séries naturelles phylétiques et taxonomiques, bien définies, chacune comprenant plusieurs genres évidemment apparentés; en quelque sorte des rameaux courts de l'arbre généalogique. Le processus de l'évolution des Césalpinioïdées apparaît manifestement, dans les séries à nombreuses espèces, tantôt par la réduction du nombre des pétales, tantôt par celle du nombre des étamines, avec une tendance vers la zygomorphie, ou leur avortement, tantôt par les transformations des diaspores. Les paliers de stabilité momentanée de l'évolution sont bien marqués, avec des nombres fixes de 5, ou 3, ou 1, ou 0 pétales, de 10,

1. Aubréville. — Flore du Gabon. Légumineuses Caesalpinioïdées. 362 p. (1968).
Aubréville. — Les Césalpinioïdées de la flore camerounogabonaise. Considérations taxinomiques, chorologiques, écologiques, historiques et évolutives. Adansonia, sér. 2, **8** (2) : 147-175 (1968).

ou 9 + 1, ou 5, ou 2 étamines. Chaque genre est un terme de la série évolutive. Les genres monospécifiques n'en sont que des termes particuliers, à isolement très relatif.

Citons :

Hylodendron, *Pterygopodium* dans le groupe *Copaïfera*, distingués par des fruits ailés;

Lebruniodendron dans le groupe *Cynometra;*

Neochevalierodendron dans le groupe *Hymenostegia;*

Paraberlinia, *Oddoniodendron* dans le groupe *Berlinia;*

Librevillea dans le groupe *Monopetalanthus;*

Paramacrolobium dans le groupe *Anthonotha.*

Il s'agit donc de termes évolutifs et de divisions taxonomiques dans un processus d'évolution normal.

Il existe d'autres genres monotypiques qui ne sont que des cas d'isolement géographiques, d'espèces à la limite extrême des aires génériques.

Swartzia. — Genre américain. Type primitif quant au grand nombre indéfini des étamines, mais évolué quant à la réduction de la corolle à 1 seul grand pétale. Espèce disjointe de l'aire américaine, isolée sur le continent africain (plus une espèce écophylétique des savanes boisées).

Sindora. — Genre indo-malais. Espèce confinée à la mangrove et la forêt littorale gabonaise. Espèce très évoluée à 1 pétale et 2 étamines fertiles, sans correspondant africain.

Erythrophleum. — Genre paléotropical primitif, relique probable de l'ancienne flore panafricaine sèche.

Ces cas ressortissent à ceux d'autres genres plurispécifiques qui sont pluricontinentaux, tels *Copaïfera*, *Guibourtia*, néotropicaux; *Cynometra*, *Dialium*, pantropicaux; *Afzelia*, paléotropical. Ils soulèvent des problèmes d'histoire des flores, mais non d'évolution phylétique spéciale à l'Afrique. Les liaisons anciennes avec les aires principales extra-africaines sont certaines.

Mais tous ces cas, que nous venons d'examiner, étant exclus il reste encore dans la flore guinéo-congolaise des Césalpinioïdées d'autres genres monospécifiques, véritablement isolés taxonomiquement et donc phylétiquement. Nous rejoignons la question évoquée par Van Steenis. Citons parmi les grands arbres :

Distemonanthus. — Cassiée monospécifique, très répandue, à l'aire atlantique c'est-à-dire limitée exactement à la forêt guinéo-congolaise.

Amphimas. — Genre bispécifique (2 espèces vicariantes), si isolé que l'on en a fait le type d'une tribu monogénérique (Amphimantées) (pétales laciniés, fruit ailé). Essentiellement guinéo-congolais.

Stemonocoleus. — Cynométrée monospécifique, très évoluée (pétale 0, 4 étamines soudées formant demi couronne, fruit ailé). Guinéo-congolaise.

Peut être quand le genre Augouardia, monospécifique également, sera mieux connu pourra-t-on l'associer au *Stemonocoleus.*

Sindoropsis. — Cynométrée endémique gabonaise, ayant des affinités avec le *Sindora* indo-malais.

Duparquetia. — Cassiée lianoïde. Aire atlantique. Fleur zygomorphe très évoluée.

Les tribus des Dimorphandrées et des Swartziées sont surtout américaines. Il est remarquable que leurs genres africains sont le plus souvent monospécifiques.

Pachyelasma. — Le plus grand arbre africain guinéo-congolais. Genre primitif.

Stachyothrysus. — Guinéo-congolais à 1 (-3?) espèces.

Chidlovia. — De la Sierra Leone au Ghana seulement.

Baphiopsis. — Swartziée transafricaine polymorphe, de la Tanzanie au Cameroun. Espèce primitive vu l'irrégularité de sa structure florale (6 pétales, 13-18 (-41) étamines). Calice à lobes irréguliers.

Mildbrædodendron. — Swartziée dont l'aire est limitée à la périphérie orientale du massif forestier guinéo-congolais, ce qui laisse supposer une aire originellement centrafricaine. Espèce primitive (sépales à 3 lobes), pétale 0, étamines 12-18). A rapprocher du genre *Cordyla*, paucispécifique, relique des anciennes forêts sèches de l'Afrique, qui ne pénètre pas le massif guinéo-congolais.

Il reste à souligner les cas de deux genres monospécifiques primitifs de la tribu des Amherstiées et d'un genre austral du groupe *Copaïfera:*

Polystemonanthus. — Connu seulement de la Côte d'Ivoire. L'espèce la plus primitive des Amherstiées africaines avec ses très nombreuses étamines.

Englerodendron. — Espèce hexamère de l'Afrique orientale (6 sépales, 6(-7) pétales, 6 étamines et des staminodes).

Colophospermum. — Espèce largement répandue dans l'Afrique australe sèche (pétale 0, 20-25 étamines).

En nous limitant aux Césalpinioïdées nous trouvons donc de nombreux exemples de genres monospécifiques nettement isolés phylétiquement. Les rameaux phylétiques auxquels ils ont appartenu sont inconnus. Peut-être ont-ils disparu. Les liaisons entre la flore guinéo-congolaise actuelle aujourd'hui isolée par les océans et les déserts et les flores néotropicales et paléotropicales ont évidemment existé à l'ère tertiaire. Il en subsiste de nombreuses traces. Pour la seule sous-famille que nous venons d'examiner, nous avons relevé plusieurs genres inter-

continentaux en nous limitant à ceux qui sont monospécifiques en Afrique. Outre ces liaisons intercontinentales remontant au tertiaire ou en deçà, il en est d'autres qui marquent aussi une interpénétration entre une flore sèche africaine primitive et la flore guinéo-congolaise, tels que *Mildbrædodendron*, *Cordyla*, *Afzelia*, *Erythrophleum*.

Ces constatations nous conduisent à nous demander si tous les isolements actuels ne sont pas dus à la disparition des termes d'anciennes lignées tertiaires ou même plus anciennes, extinction consécutive aux changements intervenus dans la distribution géographique des terres, des océans, des climats. Ils seraient surtout des cas d'isolement géographique.

L'isolement taxonomique marqué est en effet fréquemment corrélatif de l'isolement géographique. Le systématicien quand il entreprend des révisions à l'échelle des familles et, qu'édifiant des clés de genres, il se propose d'y placer des genres d'espèces introduites, étrangères à sa dition, se rend compte des grandes différences taxonomiques qui souvent séparent ces genres allochtones de la flore autochtone. D'où cette impression que dans une flore régionale, des genres monotypiques, systématiquement éloignés des genres autochtones de la même famille, pourraient provenir d'une région très lointaine ou être des vestiges d'une flore ancienne éteinte.

Le problème des genres paucispécifiques isolés en Afrique ne serait pas un problème d'évolution phylétique, mais surtout un problème d'histoire géographique des flores, avec ses extinctions et ses vestiges d'aires.

Lorsque nous avons étudié la famille des Burséracées dans la « Flore du Gabon », nous avons cherché quelles pouvaient être les affinités d'origine, africaine ou extrafricaine, du genre monotypique *Aucoumea*, pratiquement endémique au Gabon, dans une aire maritime relativement restreinte. Aucun genre connu n'en approche. L'espèce *A. Klaineana* est proliférante, à graines ailées, à croissance rapide, envahissant les espaces découverts, terrains de culture abandonnés; elle progresse dans la forêt en suivant les talus des routes. Son expansion anthropogénique est relativement récente, car elle n'a pas encore pénétré tout l'intérieur du Gabon ni, plus loin encore, le Cameroun (à peine) et le Congo voisins. Son habitat gabonais d'origine n'est pas la forêt primitive[1]; il m'a semblé qu'il pouvait être — d'après certaines observations sur le terrain — des terres marécageuses exondées du littoral, où l'espèce trouve des conditions écologiques favorables d'eau et de lumière. Le rapprochement se fait alors avec d'autres espèces endémiques gabonaises qui ont le même habitat marécageux, la Légumineuse *Sindora Klaineana* et la Ctélonophonacée *Ctenolophon Engleriana*, représentant deux genres indo-malais et dont la présence sur la côte gabonaise ne s'explique que par des considérations biopaléontologiques que j'ai exposées ailleurs[2]. De là à supposer que le

1. Aubréville. — L'Okoumé. Richesses et misères des forêts de l'Afrique Noire française (1948).
2. Aubréville. — Essais sur la distribution et l'histoire des Angiospermes tropicales dans le monde. Adansonia, ser. 2, 9 (2) (1969).

genre *Aucoumea* a eu lui aussi une origine aussi lointaine dans le temps géologique et l'espace, que celles des deux genres précités, il se glisse une tentation de l'esprit. La différence écologique entre ces trois genres est que deux demeurent confinés à la côte gabonaise, tandis que *Aucoumea*, de par son tempérament d'espèce de lumière vigoureuse et ses graines ailées, a aujourd'hui une aire en expansion rapide vers l'intérieur, progression due aux défrichements des populations d'agriculteurs.

Il reste encore une autre explication possible à la présence de ces genres monotypiques phylétiquement fixés, c'est de mettre en cause une faible potentialité évolutive qui les fait apparaître comparativement primitifs à l'intérieur des grandes communautés des familles auxquelles ils appartiennent. Nous pensons ici à ceux des Swartziées et Dimorphandrées exclusivement africains puis à ces trois genres d'Amherstiées et de Cynométrées que nous avons indiqués plus haut.

A ces suggestions, il est probable qu'aucune réponse ne peut être et ne pourra jamais être donnée. Elles ne s'opposent pas aux hypothèses de Van Steenis sur une conception évolutive par bonds, qui peuvent également expliquer la création de genres monospécifiques très isolés sans que se retrouvent sur place les séries qui ont pu les précéder.

Les voies de l'évolution furent diverses.

Remarquons que plusieurs genres qui ont été incontestablement séparés de leurs aires d'origine extra-africaine, depuis vraisemblablement les dislocations antétertiaires, n'ont pas ou très peu évolué sur la terre africaine, tels que *Sindora*, *Swartzia*, et même *Crudia* (plusieurs espèces affines).

Cette observation peut s'étendre en dehors des Légumineuses à beaucoup de genres monotypiques en Afrique. Citons parmi les groupes néotropicaux[1] : *Sacoglottis* (7-1), *Erismadelphus* (de la famille américaine des Vochysiacées), qui n'est représenté en Afrique que par 1(-2) espèces, *Heisteria* (40-2(-3)). Parmi les groupes paléotropicaux : *Ctenolophon* (3-1), *Tarrietia* (10-2), *Melia* (12-1), *Canarium* (75-1 (-2)). Parmi les groupes malgaches : *Symphonia* (16-1), *Mammea* (21-1).

La même remarque peut être faite pour des genres plutôt caractéristiques en Afrique des forêts sèches : par exemple, *Andira* (30-1), *Annona* (110-2), *Prosopis* (40-1).

Ces genres « émigrés » en Afrique y témoignent d'une sècheresse phylétique certaine, fait qui s'oppose à la vitalité de certaines de leurs espèces qui peuvent se répandre et se multiplier vigoureusement, telle l'unique espèce de *Sacoglottis*, *S. gabonensis*, qui constitue des peuplements importants dans les régions maritimes du Cameroun et du Gabon, et *Aucoumea Klaineana*.

Deux exemples remarquables de genres monospécifiques très individualisés, dont la position systématique reste indécise, mais qui aujour-

1. Entre parenthèses, le premier chiffre indique le nombre des espèces dans l'aire d'origine extra-africaine, le second le nombre des espèces africaines.

d'hui sont attribués généralement à la famille des Ochnacées, concernent deux espèces de grands arbres, *Lophira alata* et *Testulea gabonensis*. Le premier est guinéo-congolais, à fleurs régulières aux multiples étamines. Il est doublé d'une espèce vicariante *L. procera*, ou mieux écophylétique, arbuste qui succède à la précédente dès les lisières forêt-savane, dans une aire trans-africaine soudanienne. Toutes deux exubérantes et très abondamment répandues. Le second arbre, *Testulea gabonensis*, est endémique gabonais, rare, de la forêt primitive; les fleurs sont remarquablement zygomorphes, avec une unique étamine et une colonne de staminodes. Aucun autre genre d'Ochnacée de la flore africaine, ni d'ailleurs, ne peut être rapproché — à notre connaissance — de ces deux genres.

De tels exemples peuvent être aisément multipliés : la pauvreté évolutive s'accompagne aussi bien d'une vitalité spécifique médiocre qu'à l'opposé d'une vitalité exubérante.

L'observation que nous avons faite de représentants isolés en Afrique et évolutivement figés de genres ayant fait preuve dans d'autres continents d'une prolifération évolutive remarquable, mérite que l'on s'y attarde. Ces genres ont-ils trouvé hors d'Afrique des conditions particulièrement favorables à une activité phylétique, et quelles peuvent être ces conditions qui ne sont vraisemblablement pas d'ordre écologique? Le problème des genres multispécifiques endémiques ou spécialement concentrés dans quelques régions est aussi curieux que celui des genres monospécifiques. Reprenons par exemple, celui des deux genres de Guttifères à Madagascar : *Symphonia* (16 espèces) et *Mammea* (21 espèces). Le premier n'est représenté en Afrique et en Amérique que par une seule espèce (*S. gabonensis*), caractéristique des forêts marécageuses, dans une aire considérable. Le second, grand arbre de la forêt dense humide n'a qu'un représentant en Afrique et 1 (-2) aux Antilles.

Humbert a déjà signalé cette multiplication remarquable de certains genres à Madagascar, qui rend difficile la séparation de leurs espèces étroitement apparentées et endémiques très locales. Cette apparente octogenèse devrait-elle être liée au fait d'une flore très anciennement en place, n'ayant jamais été perturbée par des changements bioclimatologiques?

Pourquoi cette concentration extraordinaire de genres et d'espèces d'Ericacées dans la flore du Cap, alors que d'autres espèces d'Ericacées sont sporadiques et dispersées à travers l'Afrique jusqu'en Europe. En Afrique tropicale elles n'ont dans les hautes montagnes qu'un caractère résiduel que ne peut complètement dissimuler leur abondance locale. Ces mystères de l'activité génétique des taxons sont à peine abordés et présentement on ne peut qu'en faire observer quelques aspects inexpliqués.

Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - Paris.